ARTICULATA 1993 8(1): 35 - 43 ÖKOLOGIE

Art-Unterschiede in der Phänologie der Heuschrecken (Saltatoria)

Martin Oschmann

Abstract

Several phenological tables on locusts and grasshoppers in the Thuringian country are presented. The larval development may be divided into several groups, the main groups being the Chorthippus group and the viridissima group. Variations in the rate of development are conditioned by a reduced number of stages or a delay of diapause in the scale of embryonic development.

Zusammenfassung

Für Laub- und Feldheuschrecken aus dem Thüringer Raum werden phänologische Tabellen vorgestellt. Es können mehrere Gruppen in der Larvalentwicklung unterschieden werden, die umfangreichsten sind die Chorthippus-Gruppe und die viridissima-Gruppe. Davon abweichende Entwicklungsmuster mit Verfrühung oder Verspätung der Entwicklung sind durch die Reduktion der Stadienzahl oder Verschiebung der Diapause in der Embryonalentwicklung bedingt.

Einleitung

Auf der Grundlage von methodischen Untersuchungen der Larvalentwicklung in Heuschreckenpopulationen (OSCHMANN i.Vorb.) wurden Larvenfunde aus früheren Arbeiten (OSCHMANN 1969) neu aufbereitet. Sie werden hier unter der Bezeichnung "Umgeb. Gotha" dargestellt. Dankenswerterweise stellte Herr Dr. Rolf MARSTALLER - Jena die von ihm erfaßten Larven aus dem Naturschutzgebiet Leutratal bei Jena zur Verfügung, die unter der Bezeichnung "Jena" in die Untersuchungen eingeführt sind. Dort, wo beide Standorte - meist unter Einbeziehung von Gelegenheitsfunden - zusammengefaßt sind, werden sie in den Tabellen unter der Bezeichnung "Thüringen" vorgestellt. Ist der Erscheinungstermin bestimmter Stadien von der Einwirkung von Umweltfaktoren, insbesondere der Temperatur, auf die Ontogenese eines Organismus abhängig, kann dieser ökologische Einfluß erst erfaßt werden, wenn der artspezifische, genetisch bestimmte Anteil definiert ist. Dies soll in diesem Beitrag versucht werden.

Ergebnisse

In Tab. 1 sind die phänologischen Daten der untersuchten Laubheuschreckenarten mit normalem Schlüpftermin (Mitte Mai) als Tettigonia-Gruppe zusammengefaßt. Es wurde das mittlere Erscheinungsdatum (M_t) für das einzelne Larvenstadium berechnet und für das erste und letzte Larvenstadium dieser Wert korrigiert ($M_{t\ korr.}$). Ist der Numerus (n) in Klammern gesetzt, sind in ihm auch jene Larven der folgenden bzw. vorangegangenen Stadien eingeschlossen, die zur Korrektur des mittleren Erscheinungsdatums herangezogen wurden. Zum Verständnis der Tabelle soll als Beispiel die Larvenentwicklung von Platycleis albopunctata erläutert werden.

Die Art bildet sieben Larvenstadien (L_1 ... L_7) aus. Ihre L_1 wurden in dem Zeitraum vom 29. April bis zum 14. Juni, belegt durch 90 Exemplare, nachgewiesen. Als mittleres Erscheinungsdatum (M_t) wurde der 12. Mai errechnet. Durch Umrechnung der Fangdaten der L_2 und L_3 ergab sich eine geringfügige Korrektur dieses Datums ($M_{t\ korr}$) auf den 13. Mai. Entsprechend gilt dies für das letzte Larvenstadium (L_7), bei dem zur Korrektur die umgerechneten Fangdaten der L_6 und L_5 mit einbezogen wurden. Da als durchschnittliche Entwicklungszeit für ein Larvenstadium 10,5 Tage errechnet wird, läßt sich mit diesem Wert das Hauptauftreten der Imagines auf den 26. Juli schätzen.

Alle in der Tab. 1 zusammengefaßten Arten haben nach INGRISCH (1988) während der Embryonalentwicklung eine Finaldiapause im Stadium 23/24, was den einheitlichen Schlüpftermin der Larven erklärt. Dort, wo Differenzen auftreten, stehen sie mit der Verbreitung der Arten in wärmeren oder kühleren Landesteilen in Zusammenhang.

Die Tettigonia-Gruppe läßt sich in die viridissima-Gruppe mit sieben und die cantans-Gruppe mit sechs Larvenstadien unterteilen. Wie KÖHLER (1989) bereits bemerkte, führt die Einsparung von einem Larvenstadium zu einer Verkürzung der Larvenzeit. Zwischen den Artenpaaren Tettigonia cantans - T. viridissima und Metrioptera brachyptera - Pholidoptera griseoaptera ist eine Reduzierung der Larvenzeit von 10-12 Tagen festzustellen, was eine Entwicklungszeit von einem Larvenstadium entspricht. Platycleis albopunctata muß wegen ihrer Beschränkung auf xerotherme Biotope und auf den Standort Jena hier von jedem Vergleich ausgenommen werden. In der Kammregion des Thüringer Waldes ist aus der viridissima-Gruppe nur Pholidoptera griseoaptera vertreten, die ihre lange Larvenentwicklung mit sieben Stadien dadurch kompensiert, daß die Aktivitätsschwelle der Imagines von 12-13 °C (z.B. bei T. viridissima) auf 7°C gesenkt ist.

Tab. 1: Phänologische Daten der Tettigonia - Gruppe (Erläuterungen im Text)

Art	Stadium	Mt	Mt korr	Spannweite	n
Platycleis albopunctata (Jena)	L1	12.5.	13.5.	29.4.-14.6.	90
	L2	27.5		2.5.-6.7.	42
	L3	8.6.		28.5.-26.6.	22
	L4	21.6.		1.6.-6.7.	21
	L5	21.6.		1.6.-23.6.	11
	L6	6.7.		5.6.-17.8.	32
	L7	14.7.	15.7.	5.7.-13.8.	12
	Imago		26.7.		
Pholidoptera griseoaptera (Thüringen)	L1	15.5.	15.5.	01.5.-11.6.	37
	L2	25.5.		13.5.-17.6.	36
	L3	30.5.		19.5.-05.7.	15
	L4	23.5.		09.6.-20.7.	21
	L5	8.7.		16.6.-14.7.	22
	L6	11.7.		30.6.-04.8.	30
	L7	17.7.	24.7.	02.7.-21.7.	10
	Imago		4.8.		
Metrioptera roeseli (Thüringen)	L1	18.5.	14.5.	10.4.-05.6.	10
	L2	30.5.		18.5.-22-6.	22
	L3	12.6.		3.6.-30.6.	13
	L4	23.6.		3.6.-19.7.	42
	L5	1.7.		16.6.-10.8.	22
	L6	2.7.		16.6.-20.7.	7
	L7	17.7.	20.7.	6.7.-25.7.	7
	Imago		31.7.		
Tettigonia viridissima (Thüringen)	L1		16.5.		(17)
	L7		12.7.		(12)
	Imago		23.7.		
Tettigonia cantans (Umgebung Gotha)	L1		17.5.		(20)
	L6		30.6.		17)
	Imago		11.7.		
Metrioptera brachyptera (Thüringen)	L1	20.5.	19.5.	27.4.-02.6.	26
	L2	30.5.		14.5.-26.6.	33
	L3	09.6.		23.5.-18.7.	28
	L4	23.6.		06.6.-18.7.	42
	L5	02.7.		12.6.-20.7.	46
	L6	16.7.	14.7.	24.6.-18.8.	26
	Imago		25.7.		

Tab 2: Phänologische Daten der Phaneroptera - Gruppe

Art	Stadium	Mt	Mt korr	Spannweite	n
Phaneroptera falcata (Jena)	L1	17.6.	18.6.	18.5.-06.7.	19
	L2	29.6.		18.5.-07.7.	15
	L3	9.7.		06.7.-21.7.	5
	L4	14.7.		07.7.-17.7.	3
	L5	29.7.		17.7.-07.8.	6
	L6	01.8.	02.8.	25.7.-03.8.	16
	Imago		11.8.		
Leptophyes albovittata (Jena)	L1		17.6.	(6 L-Stad.)	(32)
Conocephalus dorsalis (Umgebung Gotha)	L1		14.6.		(12)
	L5		22.7.		(47)
	Imago		01.8.		
Meconema thalassinum (Umgebung Gotha)	L1	23.6.	17.6.	27.5.-21.7.	15
	L2	16.6.		30.6.-07.7.	13
	L3	11.7.		30.6.-02.8.	8
	L4	17.7.		21.7.-04.8.	7
	L5	13.8.		28.7.-15.9.	12
	Imago		26.8.		

Von der Tettigonia-Gruppe ist durch einen um vier Wochen späteren Erscheinungstermin die Phaneroptera-Gruppe abgesetzt (Tab. 2). Hier ist die Finaldiapause der Embryonalentwicklung bereits im Stadium 14 bzw. 18 eingeschoben (INGRISCH 1988). Zur Vollendung der Embryogenese wird nach dem Winter demnach ein längerer Zeitraum benötigt. Der verspätete Schlüpftermin wird durch die Reduzierung der Anzahl der Larvenstadien auf fünf (dorsalis-Gruppe) oder sechs (falcata-Gruppe) ausgeglichen. Als Besonderheit verdient der sehr späte Erscheinungstermin für die Imagines von Meconema thalassinum Erwähnung. Die Entwicklung der Larven, die sich bei dieser Art im Waldschatten vollzieht, dauert aber relativ lange, im Durchschnitt 13 Tage / Stadium. Im Vergleich dazu benötigt Phaneroptera falcata als Bewohner warmer Gebüschlandschaften 9 Tage / Stadium und der Wiesenbewohner Conocephalus dorsalis 9,5 Tage / Stadium.

Sehr zeitig im Jahr tritt Isophya kraussii auf (Tab. 3). Sie schlüpft bereits im April und erreicht nach fünf Larvenstadien Anfang Juli das Imaginalstadium. Da ihre Larvenentwicklung noch in das kühlere Frühjahr fällt, benötigt sie für ein Larvenstadium im Durchschnitt 15 Tage. Die Embryonalentwicklung ist noch nicht untersucht, doch überdauern die Embryonen anscheinend schon schlüpfbereit den Winter. In Nordgriechenland können die Larven verwandter Arten (I. amplipennis Br.V.W., I. tenuicerca RME.) bereits Ende Januar auftreten (CAN 1959).

Tab.3: Phänologische Daten der Isophya - Gruppe

Art	Stadium	Mt	Mt korr	Spannweite	n
Isophya kraussii (Umgeb. Gotha)	L1	25.4.	25.4.	10.4.-13.5.	19
	L2	09.5.		29.4.-30.5.	18
	L3	25.5.		14.5.-30.5.	26
	L4	05.6.		23.5.-16.7.	14
	L5	22.6.	23.6.	06.6.-14.7.	19
	Imago		08.7.		

Tab.4: Phänologische Daten der Chrysochraon - Gruppe

Art	Stadium	Mt	Mt korr	Spannweite	n
Chrysochraon brachyptera (Jena)	L1	27.4.	03.5.	08.4.-28.5.	52
	L2	19.5.		08.4.-23.6.	36
	L3	05.6.		18.5.-06.7.	32
	L4	24.6.		01.6.-16.6.	22
	Imago		13.7.		

Tab.5: Mittleres Auftreten der Acrididae - Larven des 1. Stadiums, Umgebung Gotha (1961 - 1966)

Art	Mt korr	n
Omocestus viridulus	04.05.	(50)
Myrmeleotettix maculatus	24.05.	(46)
Stenobothrus lineatus	26.05.	(122)
Stenobothrus stigmaticus	02.06.	(95)
Chorthippus biguttulus	02.06.	(180)
Mecostethus grossus	11.06.	(36)
Chorthippus dorsatus	16.06.	(76)

Bei den Feldheuschrecken läßt sich Chrysochraon brachyptera (Tab. 4) als frühschlüpfende Art abtrennen. Wahrscheinlich gehört auch der in Tab. 5 enthaltene Omocestus viridulus in die Chrysochraon-Gruppe. Eine endgültige Entscheidung läßt sich aber erst treffen, wenn die Embryonalentwicklung beider Arten untersucht ist. Wie die frühschlüpfende Isophya kraussii sind auch sie befähigt, in das klimatisch ungünstige Gebirge einzudringen. Die restlichen in Tab. 5 vorgestellten Arten treten wesentlich später als Omocestus viridulus auf und lassen untereinander Differenzen bis zu drei Wochen erkennen. Damit erhebt sich die Frage, ob hier echte Artunterschiede vorliegen oder ob die Entwicklungsdifferenzen den unterschiedlichen Habitaten geschuldet und damit ökologisch bedingt sind.

Um dies zu prüfen, wurden Larvenserien von Artenpaaren, die gleichzeitig und am selben Standort gefangen wurden, miteinander verglichen (Tab. 6). Als Beispiel greifen wir Omocestus viridulus heraus, dessen Populationen gegenüber Myrmeleotettix maculatus stets weiter entwickelt waren und damit einen größeren m_s aufwiesen. Da dies an sechs Standorten (Wert in Klammern) nachgeprüft werden konnte, erhält diese Aussage eine große Sicherheit.

M. maculatus wiederum hatte gegenüber Chorthippus biguttulus an zehn Standorten stets einen Entwicklungsvorsprung, der aber nur durch zwei Standorte belegt ist. Der weitverbreitete Chorthippus parallelus hatte gegenüber Ch. biguttulus an zehn untersuchten Standorten immer einen Entwicklungsvorsprung, der im Mittel 0,61 Stadien betrug. Legt man einen Entwicklungsquotienten von 0,043 Stadien / Tag zugrunde, so bedeutet dies, daß Ch. biguttulus etwa 14 Tage später geschlüpft ist. An den zwei untersuchten Fundplätzen von Stenobothrus stigmaticus war Ch. parallelus mit einer Differenz von 1,42 Stadien noch weiter in der Entwicklung fortgeschritten. Für St. stigmaticus und Ch. biguttulus weist aber Tab. 5 gleiche Entwicklungszeiten aus. Obwohl durch drei Standorte belegt, konnte das Artenpaar nicht in die Tab. 6 aufgenommen werden, weil Ch. biguttulus nur zweimal das größere m_s aufwies, die durchschnittliche Differenz beider Arten war mit 0,19 Stadien unbedeutend.

Tab. 6: Entwicklungsdifferenzen (in Stadien = m_s) von Acrididae am gleichen Standort; Anzahl der Standorte in Klammern.

		Art mit kleinerem m_s			
		biguttulus	maculatus	dorsatus	stigmaticus
größerer m_s	O. viridulus	0,37 (2)	0,58 (6)	-	-
	St. lineatus	1,53 (3)	-	-	-
	Ch. parallelus	0,61 (10)	-	0,74 (4)	1,42 (2)
	Ch. dorsatus	0,57 (2)	-		-
	M. maculatus	0,62 (2)	-		-

Eine entsprechende Staffelung der Erscheinungstermine wird auch an den Larvenfängen im Leutratal bei Jena sichtbar (Tab. 7).
Stenobothrus lineatus trat hier als erste und Ch.biguttulus als letzte Art auf. Als Entwicklungszeit für ein Larvenstadium wurden im Durchschnitt 15 Tage, bis zur Imago insgesamt 60 Tage benötigt.
Aus diesen Befunden ist mit Sicherheit zu schließen, daß in der umfangreichen Chorthippus - Gruppe zahlreiche artspezifische Entwicklungsunterschiede auftreten. Die Reihenfolge des Erscheinens der Arten läßt sich derzeit aber nur grob einschätzen und ist durch weitere Untersuchungen zu klären.

Tab.7: Phänologische Daten von Acrididae, Jena (1971-1974)

Art	Stadium	Mt	Spannweite	n
Stenobothrus lineatus	L1	02.6.	02.05.-16.07.	32
	L2	02.7.	28.5.-13.8.	77
	L3	14.7.	01.6.-17.9.	44
	L4	30.7.	03.7.-17.9.	49
Chorthippus parallelus	L1	03.7.	11.05.-31.7.	276
	L2	16.7.	11.5.-13.8.	258
	L3	25.7.	01.6.-28.6.	135
	L4	29.7.	26.6.-08.10	76
Chorthippus biguttulus (mit Anteilen von Ch. mollis)	L1	10.7.	01.6.-07.8.	683
	L2	20.7.	18.5.-26.8.	347
	L3	11.8	22.6.-21.9.	78
	L4	05.9.	06.7.-21.9.	180

Zu den Ursachen dieser Staffelung der Erscheinungstermine kann vermutet werden, daß die relativ frühen Schlüpftermine von Myrmeleotettix maculatus und Stenobothrus lineatus der oberirdischen Eiablage dieser Arten zuzuschreiben sind. Anderseits stellen die Arten während der Embryonalentwicklung unterschiedliche Wärmeansprüche (INGRISCH 1983), die unter gleichen Bedingungen zur Differenzierung der Schlüpftermine führen.

Aus den Ergebnissen der Untersuchung phänologischer Daten läßt sich schließen, daß die Phänologie der Heuschrecken in erster Linie durch Art - Unterschiede, die in den Schlüpfterminen und der Dauer der Larvenentwicklung zum Ausdruck kommen, geprägt ist. Diese Ereignisse werden von der Unterbrechung der Embryonalentwicklung und der Anzahl der Häutungen, die beide genetisch fixiert sind, bestimmt. Der Verlauf der Embryonal- und der Larvenentwicklung bilden gemeinsam ein bestimmtes Entwicklungsmuster, das für ganze Artengruppen gelten kann. Es wurde versucht, dem schon bei der Zusammenstellung der phänologischen Tabellen Rechnung zu tragen. Zwischen Entwicklungsabläufen bei frühschlüpfenden Arten sowie solchen mit verkürzter Larvenentwicklung und der Besiedlung klimatisch ungünstiger Räume und Biotope sind Zusammenhänge erkennbar. Welchen Einfluß umgekehrt ökologische Faktoren auf phänologischen Werte nehmen und diese variieren, muß einer weiteren Untersuchung vorbehalten bleiben. Übersichtlich geordnet ergeben die Entwicklungsmuster folgendes Schema:

A Tetrigidae: Fünf (bis sechs) Larvenstadien, Überwinterung meist als Larve, Embryonalentwicklung ohne Diapause.

B Tettigoniidae: fünf bis sieben Larvenstadien, Überwinterung im Eistadium, Embryonalentwicklung mit (Final-) Diapause.

B_1 Isophya-Gruppe: frühschlüpfend (Ende April), Finaldiapause wahrscheinlich am Ende der Embryonalentwicklung.

B_2 Tettigonia-Gruppe: normalschlüpfend (Mitte Mai), Finaldiapause im Embryonalstadium 23/24.

B_{2a} viridissima-Gruppe: sieben Larvenstadien (Tettigonia viridissima, Pholidoptera griseoaptera, Platycleis albopunctata, Decticus verrucivorus, Metrioptera roeseli, M. bicolor).

B_{2b} cantans-Gruppe: sechs Larvenstadien, verkürzte Larvalentwicklung (Tettigonia cantans, Metrioptera brachyptera).

B_3 Phaneroptera-Gruppe: später Schlüpftermin (Mitte Juni), fünf oder sechs Larvenstadien, Finaldiapause im Embryonalstadium 14 oder 18 (evtl. weitere Auftrennung nötig).

B_{3a} falcata-Gruppe: sechs Larvenstadien (Phaneroptera falcata, Leptophyes albovittata).

B_{3b} dorsalis-Gruppe: fünf Larvenstadien (Conocephalus dorsalis, Meconema thalassinum; wahrscheinlich C. discolor).

C Acrididae: vier (bis fünf) Larvenstadien, Überwinterung im Ei.

C_1 Chrysochraon-Gruppe: frühschlüpfend (Anfang Mai) (Chrysochraon brachyptera, Omocestus viridulus).

C_2 Chorthippus-Gruppe: normalschlüpfend (Ende Mai bis Mitte Juni), Schlüpftermine gestaffelt (Chorthippus biguttulus, Ch. parallelus, Ch. dorsatus, Myrmeleotettix maculatus, Mecostethus grossus, Stenobothrus lineatus, St. stigmaticus; wahrscheinlich auch Ch. mollis, Ch. brunneus, Ch. albomarginatus, Ch. montanus, Ch. apricarius, St. nigromaculatus, Gomphocerippus rufus, Psophus stridulus, Oedipoda caerulescens).

Da die physiologischen Merkmale mit der Art oder der Gruppe, die sie charakterisieren, entstanden sind, können sie auch zur Aufklärung der Evolution herangezogen werden.

Verfasser
Dr. Martin Oschmann
Vor dem Nienburger Tor 57
O-4350 Bernburg

Literatur

CAN, E. (1959): Zur Kenntnis von Isophya BR.V.W., I. pavelii Br.V.W. und I. tenuicerca RME. (Orth., Tettigoniidae) als Schädlinge von Eichenniederwäldern in Südosteuropa. T. II - Z.angew.Ent. 44: 227-261.

INGRISCH, S. (1983): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken - Dt.Ent.Z., N.F. 30: 1-15.

INGRISCH, S. (1988): Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) - Zool.Jb.Physiol. 92: 117-170.

KÖHLER, G. (1989): Zur Phänologie, Abundanzdynamik und Biotopbindung rasenbewohnender Laubheuschrecken (Saltatoria: Tettigonioidea) im mittleren Saaletal bei Jena (Thüringen) - Wiss.Z.Univ.Jena, nat.R. 3: 543-561.

OSCHMANN, M. (1969): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha - Hercynia, N.F. 6: 115-168.

OSCHMANN, M. (i.Vorb.): Methodische Untersuchungen zur Phänologie der Heuschrecken (Saltatoria)